Vergleichende Untersuchungen zur Polaritätsinduktion durch das Licht an der *Equisetum*-Spore und der *Fucus*-Zygote

Inaugural-Dissertation

zur Erlangung des Grades eines Doktors

der Naturwissenschaften

der

Mathematisch-naturwissenschaftlichen Fakultät

der

Eberhard-Karls-Universität

zu Tübingen

vorgelegt von

Friedrich-Wilhelm Meyer zu Bentrup

aus Gadderbaum bei Bielefeld

1963

Druck der Universitätsdruckerei H. Stürtz AG., Würzburg

7430

Tag der mündlichen Prüfung: 21. Februar 1963

Dekan: Prof. Dr. K. G. Grell

1. Berichterstatter: Prof. Dr. W. Haupt

2. Berichterstatter: Prof. Dr. E. Bünning

Sonderdruck
aus Planta, Bd. 59, S. 472—491 (1963)
Springer-Verlag, Berlin · Göttingen · Heidelberg

Planta 59, 472—491 (1963)

Aus dem Botanischen Institut der Universität Tübingen und aus der Biologischen Anstalt Helgoland

VERGLEICHENDE UNTERSUCHUNGEN ZUR POLARITÄTSINDUKTION DURCH DAS LICHT AN DER *EQUISETUM*-SPORE UND DER *FUCUS*-ZYGOTE

Von

FRIEDRICH-W. MEYER ZU BENTRUP

Mit 18 Textabbildungen

(Eingegangen am 9. Januar 1963)

R. UNIV. BIBLIOTHEEK LEIDEN

1. Einleitung

Die Ausprägung der Zellpolarität ist ein entscheidender morphogenetischer Vorgang und daher an verschiedenen Organismen untersucht worden. Als bevorzugte Objekte gelten vor allem die Sporen von *Equisetum*-Arten und die Zygoten der Fucaceen, da bei diesen Objekten die Polarität am wirksamsten durch einen Außenfaktor induziert wird, der außerdem der experimentell günstigste ist, nämlich durch das Licht (vgl. hierzu insbesondere die zusammenfassende Darstellung des Problems der Polaritätsinduktion von HAUPT 1962; dort sind auch die vielen verdienstvollen älteren Arbeiten gewürdigt, auf die hier deshalb nicht eingegangen zu werden braucht).

Ausgehend von den Arbeiten an beiden Objekten durch MOSEBACH (1938 und 1943) hatte HAUPT (1957 und 1958a) an der *Equisetum*spore vor allem den Verlauf der Lichtwirkung als Funktion von Zeit und Intensität sowie die Natur der photosensiblen Phase untersucht, während JAFFE (1958) bzw. JAFFE und ETZOLD (1962) zur Natur des verantwortlichen Photoreceptors und zu seiner Lage innerhalb der Fucaceenzygote aussagen konnten. Zusammen mit der übrigen Literatur weisen nun diese Arbeiten darauf hin, daß zwischen beiden sonst grundverschiedenen Objekten Gemeinsamkeiten im physiologischen Geschehen ihrer Polaritätsinduktion herrschen könnten. Diese Annahme mit streng vergleichender Methodik zu prüfen, soll eine Aufgabe der folgenden Untersuchungen sein.

Sofern sich diese Erwartungen bestätigen, soll dann die Frage nach den Wirkungsspektren mit verbesserter Methodik neu aufgegriffen werden. Diese — für alle photobiologischen Reaktionen erstrangige — Frage konnte in den bisherigen oben genannten Untersuchungen nur in erster Annäherung geklärt werden und mußte zudem wesentliche Gesichtspunkte außer acht lassen (s. S. 477).

2. Material und Methodik

Die *Equisetum*-Versuche wurden mit Sporen der Arten *E. limosum*, *E. hiemale*, *E. variegatum* und *E. palustre* gemacht. Die Präparation geschah in der bei HAUPT (1957) angegebenen Weise.

Für die Versuche mit *Fucus*zygoten wurde *F. serratus* ausgewählt — die häufigste Braunalge im Felslitoral der Nordseeinsel Helgoland (mit der anderen dort wachsenden diözischen Fucacee, *F. vesiculosus*, wurden nur orientierende Versuche unternommen). Die Gameten fertiler Thalli wurden in Seewasser suspendiert, zur Befruchtung miteinander vermischt und auf Objektträger (35×37 mm) pipettiert, die unter Seewasser in Petrischalen lagen. Nach 3 bis 4 Std hatten sich die Zygoten festgeheftet, und die Objektträger ließen sich daher unter Seewasser beliebig handhaben. Während der Zeit zwischen Befruchtung und Keimung blieben die Präparate im Dunkeln — abgesehen von der Dauer der Belichtungsversuche. (Dagegen benötigt die *Equisetum*spore ja Rotlicht, um auskeimen zu können.) Die Temperatur der *Fucus*-Versuche bewegte sich um 20° C. In Kälteversuchen wurde bei 3 bis 5° C gearbeitet, was dadurch erreicht wurde, daß dem Seewasser eigenes Eis beigemischt wurde. Die Vergiftungsversuche an *Fucus* wurden mit KCN durchgeführt. Die Präparate kamen dazu in frisch bereitete Lösungen von 1 g KCN/Liter Seewasser und passierten zum Abbruch der Gifteinwirkung mehrere Seewasserbäder.

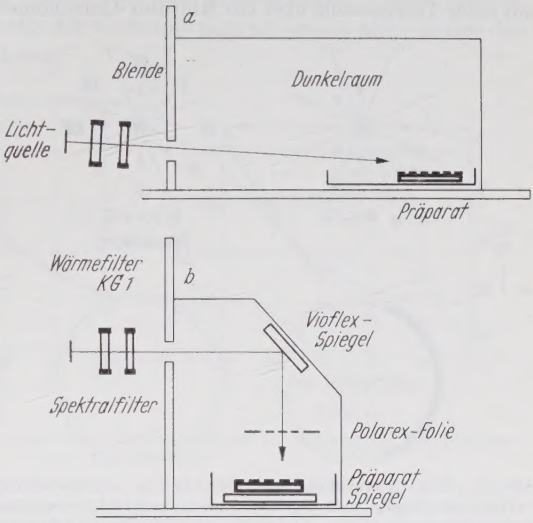

Abb. 1. Die Versuchsanordnung für *a* schräg einfallendes unpolarisiertes und *b* senkrecht einfallendes polarisiertes Licht. (Näheres siehe Text)

Beide Objekte wurden auf den genannten Objektträgern (*Fucus* unter einer Seewasserschicht von 2 mm, *Equisetum* unter einem dünnen Film von 1%igem Agar bzw. ohne einen Film bei Wellenlängen < 400 nm) belichtet; die Versuchsanordnung zeigt Abb. 1: Die Anordnung (1a) deckt sich prinzipiell mit der von HAUPT (1957) verwendeten; in derjenigen für polarisiertes Licht (1b) wurde das Präparat auf einen Spiegel gelegt (s. JAFFE 1956), um die Reaktion der Zellen auf die ausschließliche Wirkung des polarisierten Lichtes (Polarex-Folie) zurückführen zu können; denn durch den Spiegel wird der für sich allein genommen ebenfalls reaktionsliefernde Helligkeitsgradient in Richtung des Strahlenganges faktisch gelöscht. Der Strahlengang in Abb. 1b wurde durch einen Vioflex-(Metall-) Spiegel gehandhabt.

Als Lichtquelle diente hauptsächlich ein Quecksilber-Höchstdruckbrenner (Philips CS 150), dessen Strahlung durch Quarzlinsen fokussiert wurde. Aus dem Spektrum dieser Lampe ließen sich die emittierten Linien durch Interferenzlinienfilter (Typ IL der Firma Schott) folgender Wellenlänge (in Klammern Halbwerts-

breite) isolieren: 317,5(13) — 333,5(7,5) — 370(10) — 430(14) — 439(9) — 455(12) — 476(10) — 538(13) und mit Bandfiltern (Typ AL) zusätzlich 471(24) und 504(19) nm. Für Versuche höchster Intensitäten lieferte das Glasfilter BG 12 (4 mm) im wesentlichen den Spektralbereich < 550 nm; oder es wurde ohne jedes Spektralfilter, jedoch stets mit einem zwischengeschalteten Wärmeschutzfilter KG 1 (4 mm) gearbeitet. Die Wellenlänge 254 nm lieferte mit 90% seiner Emission ein Hg-Niederdruckbrenner (Typ NN 15/44 von Osram). Die Lichtintensität wurde reguliert durch den Abstand zwischen Lampe und Präparat (da der Strahlengang nicht ideal parallel verlief), sonst mit Hilfe von Graufiltern. Die Energie wurde mit einer Thermosäule über ein Multiflex-Galvanometer gemessen, also in erg/cm².

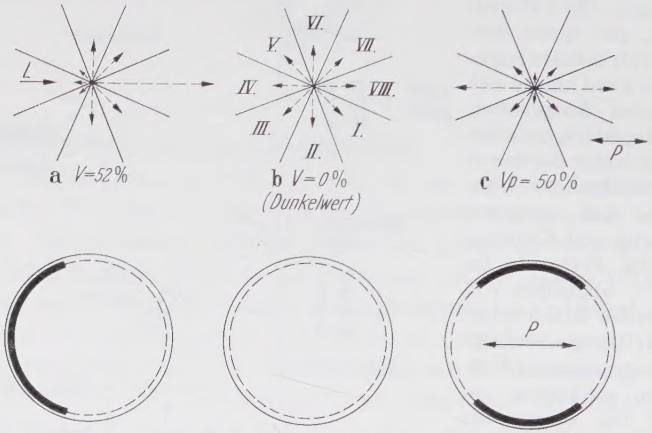

Abb. 2. Zur Auswertungsmethode bei a unpolarisiertem Licht (L = Lichteinfall), b Dunkelkontrolle und c polarisiertem Licht (P = Schwingungsebene). Die Zellschemata zeigen die zugehörigen Absorptionsverhältnisse. Absorption in den schwarzen Partien; gestrichelt: Lage der Photoreceptoren

Im Falle monochromatischer Strahlung wurde immer umgerechnet in quanta/cm². Die Energieangaben für polarisiertes Licht berücksichtigen nur den einfallenden Strahl; davon reflektiert der Spiegel unter dem Präparat etwa 80%.

Die Auswertung der Reaktion, d. h. der Orientierung der gekeimten Primärrhizoide im Lichtfeld, geschah mit Hilfe des „Induktionsvektors" von HAUPT (1957). Hierbei summiert man die Bruchteile n einer Gesamtzahl N aller auszuwertenden Rhizoide einer Population, wie sie in ihrer Keimungsrichtung auf die 8 Oktanten des Vollkreises entfallen. Abb. 2 zeigt unter b) die Normalverteilung (Vektorsumme gleich Null). Im Falle a — bei einseitigem unpolarisierten Licht von links — korrigiert $\cos\beta$ die Beträge n_β der 7 Oktanten, die um den Winkel β vom VIII. abweichen, dessen Betrag als der erwartet „richtige" (im Sinne der Grunderfahrung) gewertet wird. Also gilt hier: $V = \frac{\Sigma\,(n_\beta \cdot \cos\beta)}{N}\,100\%$. Im Falle polarisierten Lichtes, c, gilt dann analog der Polarisations-Induktionsvektor $V_p = \frac{\Sigma\,(n_\beta \cdot \cos 2\beta)}{N}\,100\%$ (vgl. dazu JAFFE 1958). Alle Ergebnisse werden somit ausgedrückt als V oder V_p, je nach Belichtungsweise. Auf Grund der Versuchsanordnung lassen sich die beiden Vektoren theoretisch nicht vergleichen.

Die statistische Auswertung geschah mit Hilfe der Ereignisstatistik und wurde bereits von HAUPT (1957) erörtert. Ausgezählt wurden pro Präparat bei *Equisetum*

um 250 Zellen, bei *Fucus* nur um 200, da hier diejenigen unberücksichtigt bleiben mußten, deren gegenseitiger Abstand weniger als etwa ihr doppelter Durchmesser betrug, und zwar wegen des bekannten Gruppeneffektes; der fiel bei *F. serratus* wie *F. vesiculosus* unter den vorliegenden Bedingungen immer positiv aus, d. h. die Rhizoide benachbarter Zellen trieben auf den einander zugewandten Flanken aus.

3. Die photosensible Phase bei Fucus

Versuche, die sich mit dem Einfluß des Lichtes auf die Polarität der Zelle befassen, setzen Kenntnisse über die photosensible Phase voraus, über die Zeitspanne innerhalb des Entwicklungsprozesses also, in der das Licht wirksam eingreifen kann.

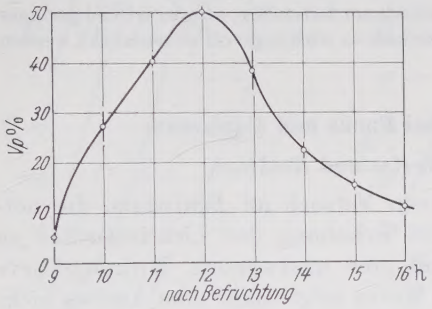

Abb. 3

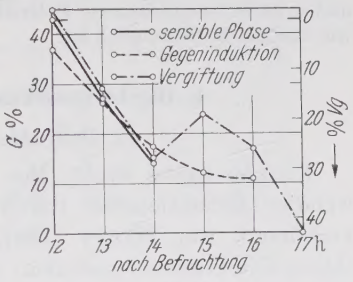

Abb. 4

Abb. 3. Die photosensible Phase von *Fucus serratus* bei 20° C. Versuch F 286 (455 nm 10 sec; 10^{15} q/cm²sec)

Abb. 4. Die Wirkung auf eine im Zeitpunkte 12^h induzierte Polarität ($V_0 = 43\,\%$) durch a) Vergiftung mit KCN (Wirkung einer 0,1 %igen Lösung für jeweils 25 min) in Reaktionswerten Vg der *rechten Ordinate*, b) Gegeninduktion G (*linke Ordinate*), gegeben zu verschiedenen Zeiten nach der Induktion. Zum Vergleich: sensible Phase (*linke Ordinate*). Dosis: 439 mm; 20 sec; $3 \cdot 10^{14}$ q/cm². Versuche F 322ff (*F. serratus*)

Wiewohl der ungefähre Zeitraum optimaler Empfindlichkeit der Zygote von *F. serratus* schon lange bekannt ist, sei doch der genauere Verlauf wiedergegeben. In Abb. 3 ist die Wirksamkeit einer induzierenden Lichtmenge zu verschiedenen Zeiten nach der Befruchtung dargestellt: mit ihrem Maximum in der 12. Std erstreckt sich die sensible Phase einer Population bei 20° C über mehr als 7 Std; für 4 Std liegt die Reaktion über dem halben Maximalwert (bei 5° C dagegen für 7 Std, bei einem Maximalwert von nur 30 % V_p). Für alle folgenden Versuche ergab sich daraus, daß zwischen der 10. und 14. Std nach der Befruchtung gearbeitet werden mußte, um optimale Reaktionswerte zu erhalten.

In einigen Versuchen (s. Abb. 6 und 8) wurde die Möglichkeit ausgenutzt, eine gewählte Lichtmenge intermittierend einzustrahlen, d. h. in 2 oder 3 Raten über die 2 Std maximaler Empfindlichkeit verteilt, um dadurch ihre Wirksamkeit zu erhöhen.

Die sensible Phase klingt in dem Maße ab, wie die induzierte Polarität stabilisiert wird. Dieser Befund an *Equisetum* von Haupt (1957) sollte auch an *Fucus* geprüft werden. Das geschah einmal mit Hilfe der „Gegeninduktion" (Haupt). Hierbei wird zu verschiedenen Zeiten nach der erfolgten 1. Induktion (im Zeitpunkte 12^h in Abb. 4) mit gleicher Dosis entgegengesetzt belichtet. In Abb. 4 zeigt die linke Ordinate als Maß der Gegeninduktion den Reaktionswert $G = V_0 - V_p$; hierbei

ist V_0 der Wert der 1. Induktion (43%) und V_p der effektiv gemessene Wert. Wenn also im Zeitpunkte 12^h die 1. Induktion durch eine sofort anschließende, entgegengesetzte 2. Induktion faktisch gelöscht wird, so ist $V_p = 0$ und damit $G = V_0$. Im Zeitpunkte 17^h ist die induzierte Polarität bereits manifest und die Gegeninduktion daher wirkungslos. Dann zeigt Abb. 4 noch den Einfluß einer KCN-Vergiftung auf die Stabilisierung einer induzierten Polarität; wie sich an der rechten Ordinate (Vg) ablesen läßt, verläuft auch die Abnahme der Giftwirkung parallel der sensiblen Phase: eine an die Induktion gleich anschließende Vergiftung (um 12^h) reduziert den Normalwert $V_0 = 43\%$ auf 6% (Vg); erfolgt die Vergiftung dagegen erst 3 Std später (15^h), so reduziert sie lediglich auf 31% (Vg).

Analog dieser Giftwirkung ist auch von einer Temperaturerniedrigung ein Einfluß auf die Stabilisierung der Polarität als Folge einer Stoffwechselhemmung bzw. -verzögerung zu erwarten. Nun ließ sich zwar ein Einfluß einer Kältebehandlung (3—5° C), z. B. als Funktion der Kältedauer feststellen, aber er ist viel geringer, und es kann eine induzierte Polarität niemals so wirkungsvoll unterdrückt werden, wie das mit KCN möglich ist.

4. Die Lichtwirkung bei Fucus und Equisetum

a) Bestrahlungsweise und Reaktion

Unpolarisiertes Licht. Bei seinem Versuch an *Equisetum*, die notwendige Induktionszeit durch eine Erhöhung der Lichtintensität zu verkürzen, war HAUPT (1957) auf eine unerwartete Wirkungskurve (Dosis-Effektkurve) gestoßen: Die Kurve zeigte nach dem Anstieg nicht die zu erwartende asymptotische Annäherung an einen optimalen Reaktionswert, sondern über ein Maximum einen Abfall zu einem Minimum — es lag immer im Bereiche positiver Reaktion — und dann einen erneuten, also 2. Anstieg. Diese Untersuchungen mit unpolarisiertem Licht an *Equisetum* sollen nun ausgedehnt werden, einmal auf ein zweites Objekt — die *Fucus*zyote — und zum andern in der Methode, durch Verwendung von polarisiertem Licht. Dabei kann dann von der Arbeit JAFFES (1958) an *Fucaceen*zygoten ausgegangen werden, in der er feststellte, daß für beide Reaktionen der Zelle, auf polarisiertes wie unpolarisiertes Licht, ein und dasselbe Pigment mit einer bestimmten Absorptionsweise verantwortlich ist: die Pigmentmoleküle müssen dichroitisch sein und in Zellwandnähe oberflächenparallel orientiert absorbieren.

Die nun folgenden Ergebnisse sind nicht als Dosis-Effektkurven (Abszisse: Lichtmenge $I \cdot t$) dargestellt, sondern der Effekt (V bzw. V_p) ist gegen die Belichtungsdauer (t) aufgetragen, um die zunächst interessierenden Zusammenhänge zwischen Effekt und Zeit anschaulich zu gestalten. Als Dosis-Effektdiagramme werden die Ergebnisse später benutzt, wenn nach der spektralen Wirksamkeit gefragt wird.

Zunächst zeigt Abb. 5 nochmals den zitierten Befund HAUPTS (1957) an *Equisetum*, hier aufgenommen mit 439 nm, einer gut wirksamen Wellenlänge. Das analoge Ergebnis für *Fucus* zeigt Abb. 6. Das Kurvenbild stimmt in seinen charakteristischen Merkmalen mit dem für *Equisetum* überein. Abweichend weist *Fucus* auf, daß sich der Anstieg zum

1. Gipfel in zwei Abschnitte unterschiedlicher Steigung gliedert. (Dieses Ergebnis der Abb. 6 wie das der Abb. 8 wurde auszugsweise ja bereits mitgeteilt; Haupt und Meyer zu Bentrup 1961).

Auffallend ist die beiden Kurvenbildern gemeinsame Tatsache, daß der 2. Anstieg der Kurven unabhängig von der Lichtintensität zum selben Zeitpunkte einsetzt, bei *Equisetum* nach 8 und bei *Fucus* nach 16 min. Schließlich sei noch aufmerksam gemacht auf den Kurven-

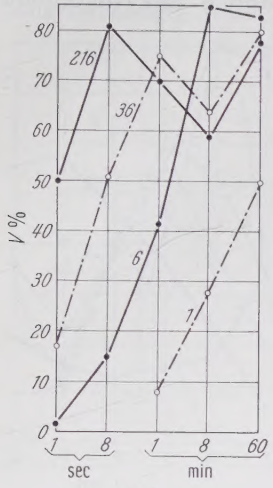

Abb. 5

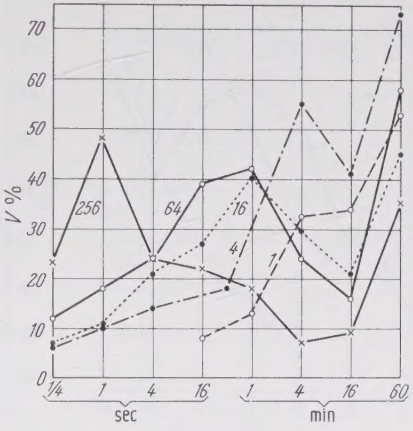

Abb. 6

Abb. 5. Wirkungskurven verschiedener Intensitäten unpolarisierten Lichtes der Wellenlänge 439 nm. Jede Kurve ist beziffert mit einem Faktor der Ausgangsintensität $I = 4 \cdot 10^{13}$ q/cm²sec. Versuche E 61ff und 208 (*E. limosum*)

Abb. 6. Wirkungskurven wie in Abb. 5, hier für *Fucus*. $I = 7 \cdot 10^{13}$ q/cm²sec. Die Belichtung erfolgte zweimal, im Abstande 1 Std, jeweils mit dem halben Abszissenwerte. Versuche F 90ff (*F. serratus*)

verlauf für die Intensitäten 1 und 6 in Abb. 5 sowie 1 in Abb. 6; dort zeigt sich, daß unterhalb einer gewissermaßen „kritischen Intensität" (für *Equisetum*: 6, für *Fucus*: 1) die Wirkungskurve allmählich ihr Zwischenminimum verliert.

Diese Verhältnisse gelten so, wie sie eben für die Wellenlänge 439 nm dargelegt wurden, im wesentlichen auch für die übrigen geprüften. Ausführlich soll noch die Wellenlänge 254 nm für *Fucus* vorgelegt werden: Abb. 7 zeigt gute Übereinstimmung mit den Kurven für 439 nm. Dagegen verlaufen bei *Equisetum* die Kurven aller Intensitäten ($I \cdot 1$ bis $I \cdot 10$; nicht abgebildet) ohne Zwischenminimum, gleichen somit den Kurven für $I \cdot 1$ in Abb. 5 und Abb. 7.

Bei den höchsten verwendeten Intensitäten ($I \cdot 10$) von 254 nm traten an beiden Objekten Schädigungen auf, nach 10 min Belichtungszeit als Keimverzögerung; wurde aber 1 Std belichtet, so keimten

überhaupt nur noch 10% der Populationen. Die Dosis beträgt hier etwa 2 bis $5 \cdot 10^6$ erg/cm² und stimmt gut überein mit der Angabe WHITAKERS (1941), der die gleichen Schädigungsformen an *F. furcatus* gefunden hatte; als Letaldosis nennt er — umgerechnet — $2{,}4 \cdot 10^6$ erg/cm², die er bei 280 nm in 4 Std eingestrahlt hatte.

Polarisiertes Licht. Mit der Wellenlänge 439 nm wurden an *Fucus* die in Abb. 6 genannten Intensitäten unpolarisierten Lichtes auch als polarisiertes Licht geboten; das Resultat liefert Abb. 8: das Kurvenbild

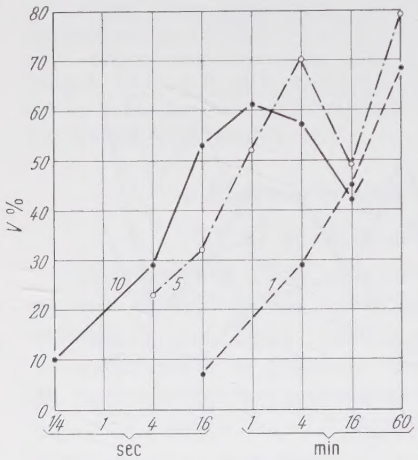

Abb. 7. Wirkungskurven wie in Abb. 6, hier für 254 nm. $I = 2{,}5\ 10^{13}$ q/cm²sec. Versuche F 130ff und 315 (*F. serratus*)

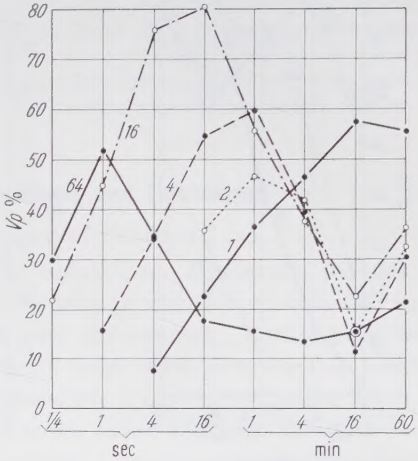

Abb. 8. Wirkungskurven wie in Abb. 6, hier für polarisiertes Licht. $I = 7 \cdot 10^{13}$ q/cm²sec. Versuche F 82ff (*F. serratus*)

zeigt die gleichen Merkmale wie die vorangegangenen Abb. 5 bis 7. Die dort für *Fucus* wie *Equisetum* mit unpolarisiertem Licht gefundene Wirkungskurve gilt also auch für polarisiertes Licht, und zwar gleichermaßen für *Fucus* (Abb. 8) wie für *Equisetum* (wo daher auf eine Darstellung verzichtet werden kann).

Wie im Laufe der Diskussion dann erörtert wird, könnte der Antwort auf polarisiertes Licht ein methodischer Fehler zugrunde liegen. Wie Abb. 1b erkennen läßt, fällt der linear polarisierte Lichtstrahl durch das Präparat auf einen Spiegel und trifft es dann noch einmal von unten. Nun könnte ein wesentlicher Bruchteil des Strahls beim ersten Durchtritt durch das Präparat depolarisiert werden und dann als „falsch" schwingendes Licht vom Spiegel auf die Zellen reflektiert werden. Daher wurde die Versuchsanordnung in Abb. 1b einmal abgewandelt und zwar so, daß eine zweite Polarex-Folie auf dem Spiegel unter dem Präparat liegt — in der Schwingungsebene natürlich übereinstimmend mit der ersten, in Abb. 1b dargestellten — und dadurch den depolarisierten Anteil des einfallenden Lichtstrahls schluckt. Nun ergab sich an *Equisetum* zwar ein Unterschied in der Reaktion, aber nur in der Höhe des 1. Gipfels, sein Abfall zum Minimum tritt in jedem Falle auf und kann daher nicht als Depolarisierungseffekt gedeutet werden. Ebenfalls ohne wesentlich abweichendes Resultat verlief ein Versuch an *Fucus*, in dem der einfallende Strahl vergleichsweise einmal mit zwei Folien polarisiert wurde.

b) Die Gipfel der Wirkungskurven

Der 1. Gipfel. Aus den oben geschilderten Ergebnissen der Wellenlänge 439 nm (Abb. 5, 6 und 8) läßt sich über die Lage des 1. Gipfels aussagen, daß er bei *Equisetum* im unpolarisierten Licht, bei *Fucus* dagegen im polarisierten in den Bereich höherer Reaktionswerte fällt. Eine Begründung hierfür kann im Augenblick nicht gegeben werden.

Nun schien von Interesse, ob die Höhe des 1. Gipfels vielleicht wellenlängenabhängig wäre. Dazu wurde mit *Fucus* der folgende Versuch

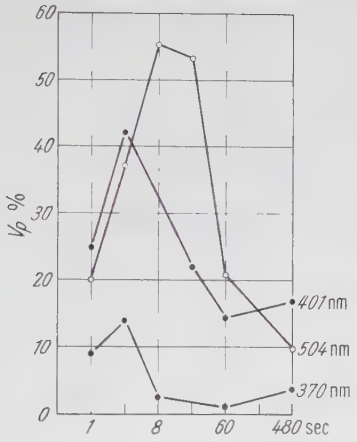

Abb. 9

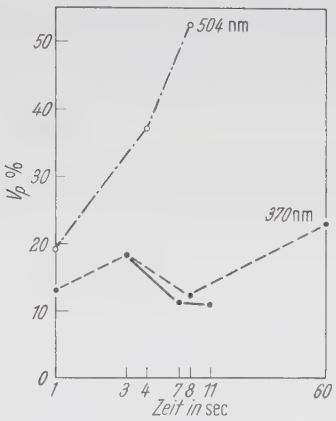

Abb. 10

Abb. 9. Der 1. Gipfel der Wirkungskurve wirkungsgleicher Wellenlängen (370, 401 und 504 nm), die quantengleich (je $1{,}5 \cdot 10^{15}$ q/cm²sec) eingestrahlt wurden. Versuche F 241 ff (*F. serratus*)

Abb. 10. Zum Gipfel der 370 nm-Kurve. Erste Belichtung bis zum Gipfel (3 sec), zweite Belichtung mit 4 bzw. 8 sec von 504 nm (•——•). Kontrolle: die Wirkungskurve für 504 nm (•—·—•) bzw. Weiterbestrahlung mit 370 nm (•— — —•). Intensität stets $1{,}5 \cdot 10^{15}$ q/cm²sec Versuche F 241 ff (*F. serratus*)

angestellt: Die 3 Wellenlängen 370, 401 und 504 nm sind bei *Fucus* etwa wirkungsgleich (s. unten). Die Wellenlängen — in quantengleicher Dosis eingestrahlt — lieferten aber verschieden hohe 1. Gipfel ihrer Wirkungskurven, wie Abb. 9 zeigt. Die annähernde Wirkungsgleichheit der 3 Wellenlängen kommt darin zum Ausdruck, daß die Gipfelanstiege kongruieren (der Steilanstieg für 370 nm liegt in der Verlängerung derjenigen von 401 und 504 nm, ist aber hier nicht durch Reaktionswerte markiert, da diese bei den gewählten Intensitäten unterhalb von 1 sec sowie $V_p = 5\%$ liegen würden).

Eine andere Aussage zur Natur des 1. Gipfels sollte der in Abb. 10 geschilderte Versuch liefern. Dort wurde zunächst bis zum Maximum der 370 nm-Kurve (18%, 3 sec) belichtet und dann mit 4 bzw. 8 sec der Wellenlänge 504 nm nachbelichtet; es ergaben sich daraus — in den Zeitpunkten 7 bzw. 11 sec — Reaktionswerte um 11%. Damit

bleibt die Reaktion im Bereiche derjenigen bei 370 nm und anscheinend unabhängig von der starken Reaktion bei 504 nm (Kontrollkurve). So läßt sich der Befund in Abb. 9 dahingehend untermauern, daß der hohe Gipfel der 504 nm-Kurve tatsächlich dem niedrigen der 370 nm-Kurve physiologisch homolog ist.

Auch für die übrigen Wellenlängen des wirksamen Spektralbereiches ergibt sich an *Fucus*, daß die Höhe des 1. Gipfels deutlich wellenlängenabhängig ist.

An *Equisetum* ließ sich jedoch keine Abhängigkeit der Höhe des 1. Gipfels von der Wellenlänge feststellen; vielmehr gilt für alle zitierten Wellenlängen

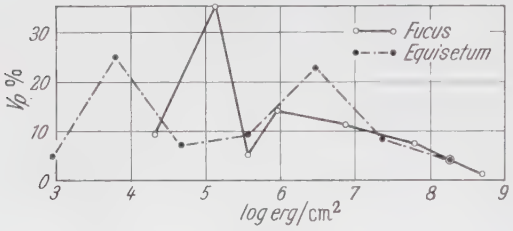

Abb. 11

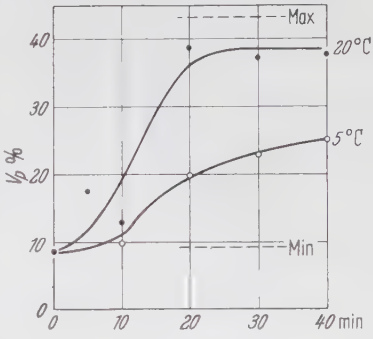

Abb. 12

Abb. 11. Induktionskurven mit 1. und 2. Gipfel; polarisiertes Licht < 550 nm (BG 12). Versuche E 173ff (*E. limosum*), Intensität: $5 \cdot 10^{14}$ erg/cm²sec bzw. F 341ff (*F. serratus*), Intensität: 10^{15} erg/cm²sec

Abb. 12. Refraktärzeit des 1. Primärprozesses. Nach Vorbelichtung bis zum *Minimum* (Min.) im Abszissenpunkte *O* erfolgte zu verschiedenen Zeiten danach (Abszisse) die zweite Induktion mit dem Betrage, der in der unvorbelichteten Zelle das 1. *Maximum* (Max.) erzeugte. Dosen: *Minimum* 8 sec × 10^{15} erg/cm²sec (BG12); *Maximum* 20 sec × $3 \cdot 10^{14}$ q/cm²sec (439 nm). Versuche F 305ff (*F. serratus*)

zwischen 254 und 550 nm, was sich in Abb. 5 für 439 nm herausgestellt hatte: der Gipfel ist durchweg stark ausgeprägt (hier an *Equisetum* wurde allerdings mit unpolarisiertem Licht gearbeitet).

Der 2. Gipfel. In allen bisher vorgelegten Ergebnissen ist neben dem 1. noch ein 2. Anstieg der Wirkungskurven vorhanden (falls die „kritische Intensität" überschritten ist; s. S. 477). Jetzt wurde versucht, auch einen 2. Abfall der Kurven zu erhalten. Das gelang bei beiden Objekten nur mit polarisiertem Licht und ist in Abb. 11 wiedergegeben. Mit unpolarisiertem Licht gelang es auch dann nicht, als die Intensität von 10^6erg/cm²sec < 550 nm gegeben wurde (über maximal 4 Std). Während aber die *Equisetum*spore auf diese extrem hohe Dosis im 2. Anstieg stark ($V = 90\%$) reagierte, kletterten die Werte der *Fucus*zygote nur um 5% über das Niveau des Minimums und überschritten 15% überhaupt nicht.

Da die Keimung auch bei diesen höchsten Intensitäten (geboten bis zu 4 Std) durchaus normal verlief, schienen die Zellen noch nicht wesentlich geschädigt zu

sein. Natürlich sind solche hohe Dosen „unbiologisch", können aber doch wichtige Hinweise zur Topographie und zum physikalisch-chemischen Ablauf der Lichtwirkung auf das Polaritätsgeschehen liefern.

Als letzte Frage stellt sich nun die nach dem Zusammenhang zwischen 1. und 2. Gipfel. Zunächst muß da nochmals die „kritische Intensität" erwähnt werden; denn sie muß überschritten sein, wenn eine zweigipfelige Kurve auftreten soll. Dort fiel ferner auf, daß der 2. Anstieg spätestens nach 16 min begann. Die hier zugrunde liegende Frage nach dem *zeitlichen* Zusammenhange zwischen 1. und 2. Gipfel führte dann zu dem folgenden Versuch an *Fucus* (Abb. 12): Zunächst wurden die Zellen bis zum Minimum der Wirkungskurve vorbelichtet; die zweite Belichtung erfolgte mit dem Betrage, der in nicht vorbelichteten stets den 1. Gipfel erzeugt. Nun zeigt Abb. 12, daß einmal die Empfindlichkeit im Zeitpunkte des Minimums — wenn also die zweite Belichtung unmittelbar an die erste anschließt — gleich Null ist; und weiter, daß mit wachsendem Abstande zwischen beiden Belichtungen die Empfindlichkeit allmählich wieder steigt und nach 20 min bei 20° C fast völlig wiederhergestellt ist, bei 5° C dagegen nur zur Hälfte.

c) Die spektrale Wirksamkeit

An *Equisetum* hatte Haupt (1958a) gezeigt, daß für die zwei Anstiege der Wirkungskurve auch zwei Primärprozesse verantwortlich sind. Ehe nun der spektrale Energiebedarf dieser beiden Prozesse untersucht wird, müssen vor allem die folgenden Kriterien erfüllt sein: Die Gültigkeit des Reizmengengesetzes muß erwiesen sowie sein Gültigkeitsbereich abgesteckt sein, ferner muß eine strenge Temperaturunabhängigkeit beider Kurvenanstiege sichergestellt sein. Für *Equisetum* hatte Haupt (1957 und 1958) diese Bedingungen bereits erfüllt gefunden, für *Fucus* soll es im folgenden geschehen.

Der 1. Anstieg der Wirkungskurve. Die geforderte Temperaturunabhängigkeit ergab sich auch an *Fucus*; geprüft wurde im Bereiche von 5 bis 20° C. Ein Nachweis des Reizmengengesetzes (RMG) steckt ja implizit bereits in den Resultaten der Abb. 5 bis 8: Wenn man die Kurven parallel der Zeitachse so verschiebt, daß die Reaktionswerte von gleicher Lichtmenge im Abszissenwerte übereinstimmen, so kongruieren alle Kurven mehr oder weniger in ihrem 1. Anstiege. Eine umfassendere Analyse ergab dann, daß das RMG mit hinreichender Genauigkeit gültig ist, sofern weder die Intensität zu hoch noch die Belichtungszeit zu lang gewählt wird. Deshalb wurde bei der Prüfung der einzelnen Wellenlängen der Zeitfaktor möglichst konstant gehalten und darauf geachtet, daß die Lichtmenge den Betrag $4 \cdot I \cdot$sec und die Intensität den Betrag $4 \cdot I$ in Abb. 8 niemals überschritt.

Die Verwendung polarisierten Lichtes zur Prüfung der spektralen Wirkungsverhältnisse an *Fucus* empfahl sich dadurch, daß erstens die Ergebnisse sich durch

bessere Reproduzierbarkeit auszeichneten (vgl. dazu Abb. 8) — zweitens der 1. Gipfel der Kurven von *Fucus* im polarisierten Licht höher ausfällt — drittens der 1. Anstieg hier nicht in zwei Abschnitte unterschiedlicher Steigung zerfällt und viertens der Wirkungsgrad einer bestimmten Lichtmenge als polarisiertes Licht höher liegt. Um aber einen besseren Maßstab für den absoluten Energiebedarf zu erhalten, wurde die Wirksamkeit von 4 Wellenlängen (370, 401, 439 und 476 nm) auch unpolarisiert ermittelt. Diese 4 Wellenlängen bestätigten einmal die Wirkungsverhältnisse, die sich mit polarisiertem Licht ergeben hatten, und lieferten darüber hinaus eine Beziehung zwischen V und V_p, die es erlaubte, alle Wellenlängen in das Energieschema für unpolarisiertes Licht zu transformieren.

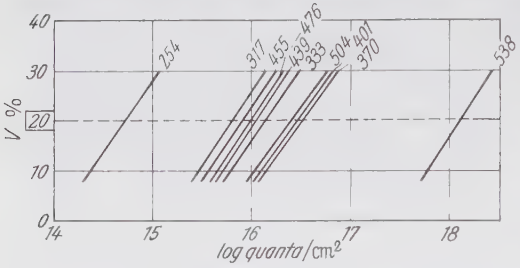

Abb. 13. Die 1. Anstiege (*Dosis-Effektgeraden*) der Wirkungskurven verschiedener Wellenlängen (laut Ziffer), aufgenommen mit polarisiertem und unpolarisiertem Licht im Intensitätsbereich $< 10^{15}$ q/cm²sec und im Reaktionsbereich zwischen 10 und 40 %. Die Energiedaten gelten für unpolarisiertes Licht. Versuche F 214ff (*F. serratus*)

So zeigt Abb. 13 für *Fucus* die Geradenschar der 1. Anstiege, mit der jeweiligen Wellenlänge beziffert. Das analoge Resultat an *Equisetum* zeigt Abb. 14; hier wurden alle Wellenlängen unpolarisiert eingestrahlt und das Ergebnis durch polarisiertes Licht von 370, 439 und 455 nm bestätigt.

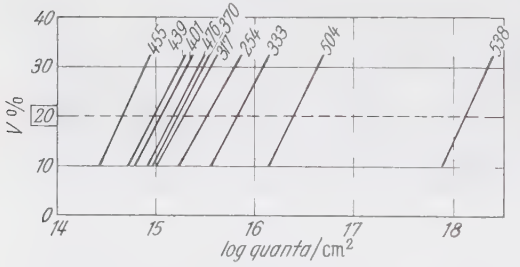

Abb. 14. Wie Abb. 13, hier für *Equisetum*. Versuche E 152ff (*E. hiemale*)

Beide Diagramme — für *Fucus* wie für *Equisetum* — zeigen ziemlich parallel verlaufende Wirkungsgeraden; diese Parallelität ist ein Beweis dafür, daß unter den jeweils gewählten Bedingungen der photochemische Primärprozeß die Schrittmacherreaktion darstellte.

Die Ergebnisse der Abb. 13 und 14 sind in Abb. 15 zu Wirkungsspektren zusammengefaßt. Das Energieniveau gilt für den Reaktionswert von 20%; dieser Gesichtspunkt erscheint sinnvoll, weil zwischen beiden Objekten ein, allerdings geringer, Unterschied in der Steigung der Geraden besteht, dessen Ursache wohl nicht im Experimentellen liegen kann.

Der 2. Anstieg der Wirkungskurve. Aus den Abb. 6 bis 8 läßt sich ablesen, daß der 2. Anstieg bei *Fucus* durchweg nach 16 min beginnt, und zwar so unabhängig von der Intensität, daß das RMG offensichtlich nicht stimmt. Wenn aber (in nicht dargestellten Versuchen) durch hohe

Intensitäten der 2. Anstieg im Zeitraume bis zu 3 min erzeugt wurde, so stellt sich durchaus die geforderte Reziprozität von Zeit und Intensität ein. Unter der gleichen Voraussetzung bleibt der 2. Anstieg dann auch temperaturunabhängig.

Daß die Primärprozeß-Kriterien hier nur für kurze Belichtungszeiten gelten, beruht wohl darauf, daß neben dem Primärprozeß des 2. der des 1. Anstiegs durch die in Abb. 12 bezeichneten Erholungsvorgänge erneut wirksam wird. Dieser Tatbestand mußte bei den folgenden Versuchen zur spektralen Wirksamkeit des 2. Primärprozesses natürlich berücksichtigt werden, wenn ausschließlich dieser 2. Prozeß erfaßt werden sollte. Da sich die Erholungsvorgänge durch niedere Temperatur bei *Equisetum* stark (Haupt 1958a), bei *Fucus* jedoch weniger gut bremsen lassen, wurde an *Equisetum* bei 5° C, an *Fucus* unter Normaltemperatur (18° C) gearbeitet; entsprechend stand für *Equisetum* ein größerer Belichtungsspielraum zur Verfügung als für *Fucus*.

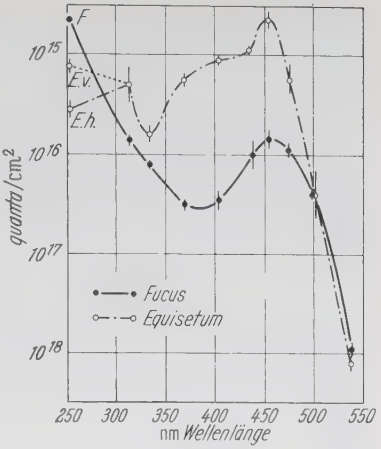

Abb. 15. Wirkungsspektren (*Quantenwirksamkeitskurven*) des 1. Anstieges der Induktionskurven von *Fucus serratus* (Daten aus Abb. 13) und *Equisetum hiemale* (Daten aus Abb. 14). Für 254 nm zusätzlich der Wert von *E. variegatum* (*E. v.*)

Experimentell wirkten all diese Bedingungen so einengend, daß nicht alle Wellenlängen des 1. Anstieges in ihrer Bedeutung für den 2. geprüft werden konnten. Hinzu kommt bei *Fucus*, daß der 2. Gipfel stets klein bleibt (Abb. 11), die spektrale Differenz der Reaktionswerte daher ebenso. Darum wurden nur die drei mit höchster Energie dosierbaren Wellenlängen — es sind zugleich die von besonderem theoretischem Interesse — in ihrer Wirksamkeit gemessen: 370, 401 und 439 nm. Das Ergebnis an *Fucus* zeigt Abb. 16: Alle Präparate wurden zunächst bis zum Minimum vorbelichtet und gleich anschließend quantengleich mit den genannten Wellenlängen. Das analoge Ergeb-

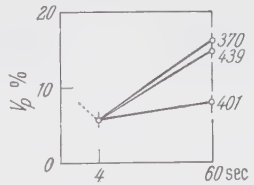

Abb. 16

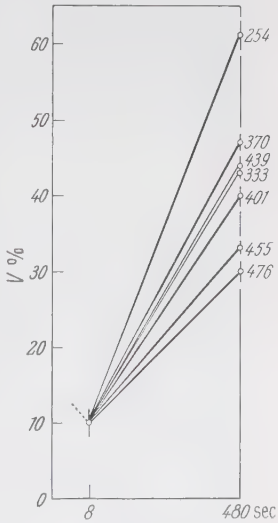

Abb. 17

Abb. 16 u. 17. Spektralabhängigkeit des 2. Anstieges. Zunächst Vorbelichtung bis zum Minimum der Wirkungskurven (Dosis siehe Abb. 11) im Zeitpunkte 4 sec (*F. serratus*; Abb. 16) bzw. 8 sec (*E. variegatum*; Abb. 17), anschließend Belichtung mit den angegebenen Wellenlängen (quantengleich mit $2 \cdot 10^{17}$q/cm²sec), eingestrahlt in 60 sec (*F. serratus*) bzw. 8 min (*E. variegatum*). Versuche F 341 ff bzw. E 144

nis an *Equisetum* gibt Abb. 17 wieder; wie bereits begründet, standen hier mehr Wellenlängen zur Verfügung, besonders eben dadurch, daß sich im 2. Anstieg an *Equisetum* wesentlich höhere Reaktionswerte erreichen lassen als an *Fucus*.

Die beiden Ergebnisse aus Abb. 16 und 17 sind zusammengefaßt in Form eines relativen „Wirkungsspektrums" in Abb. 18 (dabei sind für *Fucus* außer dem in Abb. 16 dargestellten Ergebnis noch weitere, nicht dargestellte berücksichtigt). Hier ist die Wirksamkeit bezogen auf diejenige der Wellenlänge 370 nm. Die Werte für die übrigen Wellenlängen ergeben sich aus der Abweichung im Steigungsmaß ihrer Geraden von der für 370 nm. (In Vorversuchen wurde die Voraussetzung bestätigt, daß bei konstanter Zeit die Steigung eine Funktion der Intensität und damit ein Maß für die Wirksamkeit ist.) Über diese relative Wirksamkeit hinaus läßt sich hier allerdings keine Aussage zum absoluten Energiebedarf des 2. Primärprozesses ablesen, wie überhaupt die Art der Darstellung in Abb. 18 unbefriedigend bleiben muß.

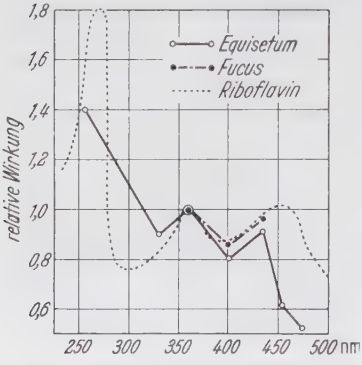

Abb. 18. Relative spektrale Wirksamkeit des 2. Anstieges der Induktionskurven. Daten aus Abb. 16 (*F. serratus*) und Abb. 17 (*E. variegatum*): 370 nm-Wirksamkeit gleich 1 gesetzt. Riboflavinkurve ebenfalls im Relativmaß der Gipfel untereinander eingetragen und auf 370 nm gleich 1 bezogen

5. Diskussion

a) Die photosensible Phase

Die vorliegenden Ergebnisse zur sensiblen Phase an *Fucus* bestätigen ausnahmslos die analogen Befunde an *Equisetum* von HAUPT (1957). Damit lassen sich auch die Anhaltspunkte erhärten, die dort über die Mechanik der Induktionsvorgänge gemacht wurden. In seiner eingangs erwähnten Darstellung hat HAUPT (1962) sie neu formuliert in einen größeren Zusammenhang gestellt.

Im einzelnen bestätigte nun *Fucus*, daß der Ablauf der sensiblen Phase temperaturabhängig ist. Das legt den Schluß nahe, daß die sensible Phase der Zeitabschnitt ist, in dem das Geschehen der Zellpolarisierung an den Stoffwechsel gekettet ist. Nur während dieser Zeit können Außenfaktoren (z. B. das Licht) wirksam eingreifen; sie erzeugen zunächst eine stoffliche labile Polarität, wie sich aus dem Versuch der Gegeninduktion ergab: die labile Polarität ließ sich durch eine entgegengesetzte Lichtgabe löschen bzw. umorientieren. Ferner spricht für eine Stoffwechselabhängigkeit der sensiblen Phase, daß eine induzierte

Polarität durch Diffusion schrumpft, falls der Stoffwechsel durch niedere Temperaturen (2—5° C) gebremst wird. Durch eine solche Kältebehandlung wird nämlich das Abklingen der sensiblen Phase stark verzögert und damit die Stabilisierung einer induzierten — zunächst labilen — Polarität. Den Kausalzusammenhang zwischen Desensibilisierung (Abklingen der sensiblen Phase) und Stabilisierung lieferten ja die Resultate der Abb. 4: Giftwirkung und Gegeninduktionsfähigkeit nehmen parallel der sensiblen Phase ab, d. h. die labile Polarität geht über in die stabile (stoffwechselunabhängige) Strukturpolarität.

Über die Polaritätsachse der Zelle ist also schon am Ende der sensiblen Phase entschieden, jedoch ohne daß sich cytologische Anhaltspunkte böten. Die morphologische Polarität erscheint dann erst relativ spät, in der *Equisetum*spore durch die Orientierung der Kernteilungsebene, an der *Fucus*zygote als Deformierung der Zelle zur Ei-Gestalt.

b) Die Wirkung der Lichtmodalität

Unpolarisiertes Licht. Für *Equisetum* hatte Haupt (1957) den Verlauf der Wirkungskurve so gedeutet: Mit steigender Lichtmenge absorbiert zunächst nur die lichtzugewandte Zellflanke; wenn hier eine Sättigung der Reaktion eintritt, ist der maximale Reaktionswert erreicht (1. Gipfel). Mit weiterer Einstrahlung wächst dann der Lichtanteil, der durch die Zelle hindurch auf die lichtabgewandte Flanke gelangt und dort ebenfalls eine steigende Reaktion verursacht. Dadurch nimmt der reaktionsentscheidende Absorptionsgradient zwischen den beiden Flanken wieder ab — die Kurve fällt. Jetzt sorgt ein 2. Primärprozeß für den erneuten Anstieg der Wirkungskurve.

Diese Vorstellungen reichen vorerst völlig aus, um auch die Antwort der *Fucus*zygoten auf unpolarisiertes Licht zu begreifen, zeigen doch beide Objekte den gleichen Kurventyp (vgl. Abb. 5 und 6). Außerdem genügen auch bei der *Fucus*zygote Belichtungszeiten von wenigen Sekunden zur wirksamen Polaritätsinduktion. Das verdient hervorgehoben zu werden, weil es Haupt (1958b) in orientierenden Versuchen an *F. vesiculosus* nicht gelang, den Zeitfaktor trotz vergleichbarer Intensitäten auf Beträge unter 1 bis 2 min zu reduzieren. Angesichts des relativ schwach ausgeprägten 1. Gipfels der *Fucus*kurven läßt sich sagen, daß er nur durch eine zufällig passende Kombination von Zeit und Intensität auf die gewünschten hohen Reaktionswerte gestoßen wäre.

Als Besonderheit von *Fucus* zeigt nun Abb. 6, daß sich der 1. Kurvenanstieg hier in zwei Abschnitte unterschiedlicher Steigung gliedert. Im Reaktionsbild (Abb. 2a) sah die Differenz zwischen den beiden Abschnitten so aus: Im 1. keimten hohe Prozentsätze — je 30% beispielshalber — in Richtung des I. und VII. Oktanten, z. T. auch noch des

II. und VI. Erst im 2. Abschnitt trat dann die erwartete Reaktion ein: die Rhizoide erschienen bevorzugt im VIII. Oktanten. Die Reaktionsweise im 1. Abschnitt dürfte die von Jaffe (1958) beschriebene Subäquatorialreaktion (*subequatorial response*) sein, die er so erklärt, daß parallel einfallendes Licht in der kugeligen Zelle so gebrochen wird, daß in Zellwandnähe subäquatorial (100—110° aus der Einfallsrichtung) eine Zone kein Licht erhält. Die Rhizoidbildung im Bereiche dieser Dunkelzone ist nicht nur ein Beweis dafür, daß die Zelle immer dort keimt, wo ihre Wandregion die geringste Lichtmenge absorbiert, sondern dieser Befund präzisiert den Lichtabsorptionsort dahingehend, daß als Sitz der Photorezeptoren nur die äußerste, ektoplasmatische Schicht des Protoplasten in Frage kommt.

Ungeklärt bleibt nun — mit steigender Lichtmenge — der Übergang von der Subäquatorialreaktion (1. Kurvenabschnitt) zu der Rückseitenreaktion (2. Abschnitt); denn mit steigender Lichtmenge ändern sich ja die Brechungsverhältnisse in der Zelle keineswegs, also wohl auch nicht die der Lichtabsorption. Diesen Wechsel in der Reaktionsweise — Jaffe (1958) nannte ihn *centering* — haben Jaffe und Etzold (1962) auch an der *Botrytis*-Konidie entdeckt. Nun konnten die Autoren für diese relativ dickwandige Zelle errechnen, daß die durch Brechung in einer Kugel entstehende subäquatoriale Dunkelzone hier in den äußeren (zentrifugalen) Bereich fällt, daß dagegen im inneren (zentripetalen) — wo ja die Photoreceptoren anzunehmen sind — eher eine erhöhte Lichtintensität herrschen dürfte. Die *Botrytis*-Konidie (die dem Licht *zu*gewandt keimt) ist nun in der Lage, diesen subäquatorialen Lichtreiz in ein selbst dunkleres Zentrum zu integrieren. Demgegenüber ist das *centering* der *Fucus*zygoten, nämlich deren Reaktion auf die dazu komplementäre Lichtverteilung (subäquatoriale *Dunkel*zone), kaum verständlich.

Interessant ist dieser Befund im Hinblick auf die gleichfalls dickwandige *Equisetum*spore, denn er legt nahe, daß auch hier (im Gegensatz zur *Fucus*zygote) subäquatorial keine minimale Absorption zu erwarten ist. Dem gibt nun das Ergebnis aus Abb. 5 recht, wo bei allen Intensitäten keine Steigungsänderung im 1. Kurvenanstieg zu erkennen ist; auch in allen übrigen, nicht dargestellten Versuchen mit unpolarisiertem Licht zeigten *Equisetum*sporen keine Subäquatorialreaktion.

Polarisiertes Licht. Zum Verständnis der Wirkung polarisierten Lichtes fordert Jaffe (1958) für den verantwortlichen Photoreceptor Dichroismus und ferner, daß die Receptormoleküle räumlich so orientiert sind, daß sie bei Anregung alle gleichsinnig schwingen. Nur so ist es möglich, daß die Zelle im polarisierten Licht Partien unterschiedlicher Absorption besitzt und damit die Fähigkeit, den reaktionswichtigen Gradienten aufzubauen.

Die an *Fucus* und *Equisetum* überraschend gleichlautenden Ergebnisse (vgl. Abb. 11) bestätigen die Hypothesen Jaffes. Beide Objekte keimen parallel zum Lichtvektor, also in den Oktanten IV und VIII der Abb. 2a; in diesen muß daher minimale, in II und VI dann maximale

Absorption stattfinden. Beides ist nur dann der Fall, wenn die Photoreceptor-Moleküle oberflächenparallel (periklin) schwingen. In den Zellschemata der Abb. 2 sind sie durch Striche angedeutet — grob vereinfacht, da nur die in die Zeichenebene fallenden berücksichtigt sind. Diese Absorptionsweise zeigen die Fucaceenzygoten, von JAFFE (1958) an *F. furcatus* und *Pelvetia* aufgeklärt, hier bestätigt für *F. serratus* wie *F. vesiculosus* und für die Sporen aller untersuchten *Equisetum*-Arten; das gleiche Resultat fanden JAFFE und ETZOLD (1962) an den Sporen von *Osmunda* und *Equisetum* (unabhängig von uns), an der *Botrytis*-Konidie dann auch das Gegenteil, nämlich oberflächensenkrechte (antikline) Lage der Photoreceptor-Schwingungsebene.

In orientierenden Versuchen zeigte sich, daß auch die wachsenden Primärrhizoide der *Fucus*zygoten für polarisiertes Licht empfindlich sind; sie keimen in Richtung der Schwingungsebene des Lichtes und stellen sich phototropisch in diese Ebene ein, wenn sie experimentell umorientiert werden. Phototropisch wirksam ist nur der Spektralbereich < 550 nm.

c) Die Mechanismen der Lichtwirkung

Die „kritische Intensität", mit der in den Abb. 3 bis 8 diejenige bezeichnet worden war, bei der die ungegliederte Wirkungskurve in die zweigipfelige übergeht, beträgt für *Fucus* wie *Equisetum* bei 439 nm etwa 10^{14} q, cm^2sec, bei 254 nm etwas weniger (nur für *Fucus*, bei *Equisetum* erschien ja kein Zwischenminimum in der Kurve). Die übrigen Wellenlängen dürften wohl kaum davon abweichen.

Aus diesen Daten läßt sich ablesen, daß WHITAKER (1941) wie auch JAFFE (1958) in ihren Arbeiten zur Polaritätsinduktion an Fucaceen mit den von ihnen verwendeten Intensitäten ausschließlich den 1. Primärprozeß getroffen haben. WHITAKER gab bei 280 nm (nach seinen Angaben nicht sehr verschieden in der Wirksamkeit von 254 nm) die Lichtmengen in der Intensität von — umgerechnet — 150 erg/cm^2sec, während die kritische Intensität laut Abb. 7 etwas über 200 erg/cm^2 sec liegt. JAFFE wiederum arbeitete zwischen 400 und 500 nm jeweils mit maximal $3 \cdot 10^{13}$ q/cm^2sec, gegenüber 10^{14} q/cm^2sec hier. Bei JAFFE kommt hinzu, daß auch seine Angaben zur spektralen Empfindlichkeit im genannten Bereich für den 1. Primärprozeß sprechen.

Oberhalb der kritischen Intensität setzt dann ein Sekundärprozeß ein, der den Kurvenabfall erzeugt und damit eine Voraussetzung dafür ist, daß dann ein 2. Primärprozeß — in Form eines erneuten Anstiegs der Wirkungskurve — überhaupt erst erkennbar werden kann. An der Ausprägung des jeweiligen Kurvenverlaufes — im Wechsel von Zeit, Intensität, Wellenlänge sowie in Abhängigkeit der einzelnen cytomorphologischen Gegebenheiten — ist dieser Sekundärprozeß wesentlich beteiligt. Folgende nicht alternative Möglichkeiten seiner Wirkweise bieten sich an: einmal die *Sättigung* des 1. Primärprozesses durch die limitierende Wirkung einer thermochemischen Folgereaktion sowie andererseits eine *photo-oxydative Inaktivierung* des Photoreceptors.

Die erste Möglichkeit hatte Haupt (1957) zur Erklärung der *Equisetum*-Kurven von unpolarisiertem Licht herangezogen (vgl. S. 476). Diese Deutung läßt sich nun auf die Kurven von polarisiertem Licht nicht anwenden, sei es bei *Equisetum* oder *Fucus*; denn die Absorptionsverhältnisse dürften sich auch mit steigender Lichtmenge nicht ändern; es kann also mit Absorption in den Oktanten IV und VIII in Abb. 2c niemals gerechnet werden, wenn die Hypothesen Jaffes über Dichroismus und Orientierung der Photoreceptoren als streng gültig betrachtet werden. (Diese Annahme wiederum ist einmal elektrostatisch begründbar und zum andern dadurch, daß die Zellen für polarisiertes Licht recht empfindlich sind). Da nun aber die auffallende Übereinstimmung zwischen Wirkungskurven von polarisiertem und unpolarisiertem Licht — an *Fucus* und *Equisetum* gleichlautend — mit ziemlicher Sicherheit einen beiden Lichtmodalitäten gemeinsamen Sekundärprozeß fordert, kann hier nur eine Photoinaktivierung in Frage kommen. Im Falle polarisierten Lichtes nämlich dadurch, daß dann die Reaktion in den absorbierenden Partien wieder abnimmt, der Absorptionsgradient in der Zelle daher ebenso; dieser nimmt im Falle unpolarisierten Lichtes dadurch ab, daß die Photoreceptoren der lichtzugewandten Seite inaktiviert werden. Wenn hier jetzt aber eine Absorption auf der Schattenflanke (Rückseite) hinzukommt, so wird der Gradient nicht nur schrumpfen, sondern er könnte sich umkehren, dergestalt, daß dann negative Reaktionswerte auftreten, weil die Zellen zum Licht hin keimen. Dieser Fall konnte allerdings bislang nicht beobachtet werden, soll aber noch zum Gegenstand spezieller Untersuchungen erhoben werden. Schließlich spricht die an *Fucus* (Abb. 12) gewonnene Refraktärzeit von 20 min — den gleichen Betrag fand Haupt (1958a) an *Equisetum* sowie auch Briggs (1960) für die Spitzenreaktion der *Avena*-Koleoptile — mehr für eine Photoinaktivierung des betreffenden Pigmentes als für eine Sättigungsreaktion. Der Organismus würde dann gerade diese Zeit benötigen, um das Pigment zu reaktivieren bzw. neu zu synthetisieren.

d) Die Pigmente der Lichtwirkung

Für die Beurteilung der aktiven Pigmente, der Photoreceptoren, sind Kenntnisse über die übrigen Pigmente der Zelle ausschlaggebend; diese wirken ja passiv als Schattenspender mit, indem sie den Absorptionsgradienten der aktiven Pigmente spektral beeinflussen. Obgleich erst noch weitere, vor allem mikrospektralphotometrische Untersuchungen angestellt werden sollen, kann zunächst vielleicht schon aus dem Verlauf der Spektralabhängigkeit der Höhe des 1. Gipfels bei *Fucus* in Abb. 9 auf eine Mitwirkung des Fucoxanthins (vgl. Gessner 1955) als eines der möglichen Schattenspender geschlossen werden.

Die Tatsache, daß die Polaritätsinduktion bei *Fucus* wie *Equisetum* von zwei Primärprozessen sukzessiv und am gleichen Orte sensibilisiert wird, läßt sich nur mit der Annahme zweier aktiver Pigmente erklären.

Als aktives Pigment des 2. Prozesses kann aus Abb. 18 mit ziemlicher Sicherheit das Riboflavin genannt werden, und zwar für *Fucus* wie für *Equisetum*. Bereits Bünning (1953) hatte es bei beiden als Sensibilisator der Polaritätsinduktion vermutet, und Haupt (1957, 1958a) an *Equisetum* weitere Anhaltspunkte dafür erhalten. Der Energiebedarf liegt für beide Objekte laut Abb. 11 bei etwa 10^6 erg/cm², deckt sich also ungefähr mit dem Betrage, den Galston und Baker (1949) für eine 50%ige *in vitro*-Inaktivierung von $5 \cdot 10^{-5}$ g/ml IES in Gegenwart von Riboflavin bei 450 nm fanden, nämlich $5 \cdot 10^5$ erg/cm². Übrigens wirkt IES bei *Fucus* als polaritätsinduzierender Gradient (Olson und du Buy 1937), bei *Equisetum* allerdings nicht (Haupt 1957).

Im Wirkungsspektrum des 1. Prozesses (Abb. 15) stimmen *Fucus* und *Equisetum* aber nur bedingt überein, nämlich nur im Empfindlichkeitsabfall gegen 550 nm sowie im Gipfel bei 455 nm. Hier läßt sich ein Karotinoid als aktives Pigment annehmen, und zwar als Chromoproteid, weil das die gute Wirksamkeit des kurzwelligen UV erklären kann.

Chromoproteide nimmt Halldal (1961) für die phototaktischen Reaktionen von *Platymonas* an, ferner auch für die Reaktionen von *Ulva*-Gameten, Dinoflagellaten und Volvocalen. Hier zeigten in orientierenden Versuchen die *Fucus*-Spermatozoide eine negative (wohl topo-)phototaktische Reaktion ebenfalls im Spektralbereich zwischen 550 und 254 nm.

Die Wirkweise des 1. Primärprozesses (Karotinoid) läßt sich am besten erklären mit einer Energieübertragung (durch Resonanz) vom Karotinoid auf das Riboflavin als Sensibilisator des 2. Prozesses. Dann kämen unter den Karotinoiden natürlich nur solche in Frage, die ihre langwellige Absorptionsbande unterhalb von 450 nm haben; andererseits (vgl. S. 486) auch nur oberflächenaktive (etwa vom Xanthophylltyp), weil nur diese zu membranartiger Ausrichtung fähig sind. Für den besseren Wirkungsgrad des 1. Prozesses gegenüber dem 2. (vgl. Abb. 11), obgleich der 1. Prozeß gerade dadurch sinnvoll erscheint, läßt sich allerdings noch keine Begründung finden.

Summary

Polarity was induced in spores of *Equisetum* and zygotes of *Fucus serratus* by polarized and unpolarized light.

1. Induced polarity in *Fucus* is increasingly stabilized with decreasing photosensitivity. 2. Less than one second of irradiation is sufficient to induce polarity in *Fucus*. 3. The energy-effect-curve of *Fucus* shows a striking similarity with that of *Equisetum* (Haupt 1957), under

unpolarized light: Both curves are divided into a first and second peak. 4. The same type of curve results also after irradiation with plane polarized light in *Fucus* and *Equisetum*. 5. As well as *Fucus* (JAFFE 1956) also *Equisetum* germinates parallel to the axis of vibration of the electrical vector of plane polarized light. 6. *Equisetum* does not give a subequatorial response after irradiation with unilateral unpolarized light. 7. The decline of the curves is explained by the assumption of photo-inactivation of the photoreceptor molecules. The assumption of a limiting dark reaction does not explain all observations. 8. Two different photoreceptors are responsible for the two photochemical primary reactions in each object. 9. The action-spectrum of the first reaction in *Fucus* coincides with that of *Equisetum* to an extent which makes it likely that the responsible pigments are carotinoids in the form of chromoprotein. 10. The second rise of the curves of both objects indicates that riboflavin might be the effective pigment in the second primary reaction. Its energy of about 10^6 erg/cm^2 $<$ 550 nm is of the same order of magnitude as that of the photoinactivation of IAA (GALSTON and BAKER 1949) which is also sensitized by riboflavin.

Für die Anregung zu dieser Arbeit danke ich herzlich meinem Lehrer, Herrn Prof. W. HAUPT; ferner der Biologischen Anstalt Helgoland für ihr Entgegenkommen während meiner dortigen Aufenthalte sowie der Deutschen Forschungsgemeinschaft, mir diese durch Herrn Prof. HAUPT ermöglicht zu haben.

Literatur

BRIGGS, W. R.: Light dosage and phototropic response of corn and oat coleoptiles. Plant Physiol. **35**, 951—962 (1960).

BÜNNING, E.: Entwicklungs- und Bewegungsphysiologie der Pflanze, 3. Aufl. Berlin-Göttingen-Heidelberg: Springer 1953.

— Polarität und inäquale Teilung des pflanzlichen Protoplasten, Protoplasmatologia 8, 9a (1957).

GALSTON, A. W., and R. S. BAKER: Studies on the physiology of light action II. Amer. J. Bot. **36**, 773—780 (1955).

GESSNER, F.: Hydrobotanik, Bd. I. Berlin 1955.

HALLDAL, P.: UV-Action Spectra of Positive and Negative Phototaxis in *Platymonas subcordiformis*. Physiol. Plantarum **14**, 133—139 (1961).

HAUPT, W.: Die Induktion der Polarität bei der Spore von *Equisetum*. Planta (Berl.) **49**, 61—90 (1957).

— Über den Primärvorgang bei der polarisierenden Wirkung des Lichtes auf keimende *Equisetum*sporen. Planta (Berl.) **51**, 74—83 (1958a).

— Beobachtungen zur Polaritätsinduktion bei keimenden *Fucus*eiern (*F. vesiculosus*). Publ. Biol. Station, Espegrend, 24 (1958b).

— Die Entstehung der Polarität in pflanzlichen Keimzellen, insbesondere die Induktion durch Licht. Ergebn. Biol. **25**, 1—32 (1962).

—, u. F.-W. MEYER ZU BENTRUP: Versuche zur Polaritätsinduktion durch Licht bei *Equisetum*sporen und *Fucus*zygoten. Naturwissenschaften **48**, H. 23, 732 (1961).

JAFFE, L.: Effect of Polarized Light on Polarity of *Fucus*. Science **123**, 1081—1082 (1956).

Jaffe, L.: Tropistic Responses of Zygotes of the *Fucaceae* to Polarized Light. Exp. Cell Res. **15**, 282—299 (1958).

—, and H. Etzold: Orientation and Locus of Tropic Photoreceptor Molecules in Spores of *Botrytis* and *Osmunda*. J. Cell Biol. **13**, 13—31 (1962).

Mosebach, G.: Über den Einfluß des Lichtes auf die Polarisierung des befruchteten Eies von *Cystosira barbata*. Ber. dtsch. bot. Ges. **56**, 210—225 (1938).

— Über die Polarisierung der *Equisetum*spore durch das Licht, Planta (Berl.) **33**, 340—387 (1943).

Olson, R., and H. G. du Buy: The role of growth substances on the polarity and morphogenesis in *Fucus*. Amer. J. Bot. **24**, 611—615 (1937).

Whitaker, D. M.: The effect of ultraviolet unilateral light on the development of the *Fucus* egg. J. gen. Physiol. **24**, 263—278 (1941).

Dr. Fr.-W. Meyer zu Bentrup,
852 Erlangen, Botanisches Institut der Universität, Schloßgarten 4

Druck der Universitätsdruckerei H. Stürtz AG., Würzburg

Lebenslauf

Am 17. Dezember 1935 wurde ich, Friedrich-Wilhelm Meyer zu Bentrup, als ältester dreier Söhne des Landwirts Hermann Meyer zu Bentrup und seiner Ehefrau Anna geb. Schürmann in Gadderbaum bei Bielefeld geboren. Den Besuch des Max-Planck-Gymnasiums zu Bielefeld in den Jahren 1947 bis 1956 schloß ich mit der Reifeprüfung ab.

In Freiburg/Breisgau begann ich im Sommersemester 1956, Biologie und Musik zu studieren und entschied mich im Laufe des Semesters für die Biologie. Diesen Entschluß sowie den späteren, mich wesentlich der Botanik zuzuwenden, faßte ich nicht zuletzt unter dem Einfluß der Lehrtätigkeit von Prof. Oehlkers. Unter meinen Lehrern möchte ich ferner die Professoren Koehler (Zoologie) und Lüttringhaus (Chemie) erwähnen. Im Wintersemester 1957/58 an der Freien Universität Berlin beschäftigte ich mich mit Physik, organischer Chemie und Zoologie. Namentlich möchte ich die Professoren Günther (Tierökologie) und Luers (Genetik) nennen. Nach einem weiteren, botanisch orientierten Sommersemester in Freiburg wechselte ich zum Winter 1958/59 auf die Universität Wien. Dort betrieb ich zwei Semester Zoologie — angeregt durch die Lehrtätigkeit von Prof. Marinelli — und Botanik im Institut von Prof. Geitler, dann zwei weitere Semester Chemie und physikalische Chemie. Nach Tübingen kam ich zum Sommersemester 1960 und betrieb neben der Botanik die Zoologie und die physiologische Chemie. Zu meinen akademischen Lehrern rechne ich hier besonders Herrn Prof. Möhres und Herrn Prof. Weitzel. In der Botanik fühle ich mich gern Herrn Prof. Bünning und Herrn Prof. Haupt verpflichtet.

Auf Anregung und unter Anleitung meines Lehrers, des Herrn Prof. Haupt, begann ich im Herbst 1960 die vorliegende wissenschaftliche Arbeit, mit der ich nun den Doktorgrad an der Math.-naturwissenschaftlichen Fakultät der Universität Tübingen erwerben möchte.